

UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

E. A. P. DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**“REGISTRO DE LA ACTIVIDAD PASTOREADORA
DE MOLUSCOS GASTERÓPODOS DEL
INTERMAREAL ROCOSO DE LA BAHÍA DE ANCÓN”**

TESIS

para optar al Título Profesional de Biólogo con Mención en Zoología

AUTOR

Yván Derman Reyes Turumanya

ASESOR

César Córdova Castañeda

Lima - Perú

2015



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS
(Universidad del Perú, DECANA DE AMÉRICA)

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

ESCUELA ACADÉMICO PROFESIONAL DE
CIENCIAS BIOLÓGICAS

REGISTRO DE LA ACTIVIDAD PASTOREADORA DE
MOLUSCOS GASTERÓPODOS DEL INTERMAREAL
ROCO SO DE LA BAHÍA DE ANCÓN

Tesis para optar al Título Profesional de Biólogo
con Mención en Zoología

Bach. YVÁN DERMÁN REYES TURUMANYA
Asesor: MS. CS. CÉSAR CÓRDOVA CASTAÑEDA

Lima - Perú

2015

AGRADECIMIENTOS

- Al CONCYTEC, por el apoyo económico.
- Al Doctor Carlos Paredes, por la identificación de las especies de moluscos.
- A los compañeros Patricia Carbajal y Fabián Avilés, por su colaboración en los trabajos de campo.

ÍNDICE GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN	1
2. MARCO TEÓRICO	4
3. OBJETIVOS	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS	10
5. RESULTADOS	15
6. DISCUSIONES	28
7. CONCLUSIONES	32
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	33

RESUMEN

Los moluscos herbívoros ejercen una importante influencia en la estructura de las comunidades del intermareal rocoso, ya que al raspar la roca para alimentarse de las microalgas también pueden remover propágulos de macroalgas e, incluso, larvas de invertebrados asentados en las cercanías, afectando así la densidad y distribución de estas poblaciones; por lo tanto, monitorear la actividad pastoreadora de estos moluscos, de manera espacial y temporal, ayudará a comprender e inclusive predecir eventos relacionados con la dinámica de las comunidades del intermareal. En este trabajo se emplearon discos de cera colocados a nivel de la superficie rocosa, para registrar los raspados realizados por la rádula de los moluscos al alimentarse; varios autores la consideran una técnica eficiente para medir la presión de pastoreo. Los discos fueron colocados en tres áreas con diferencias en densidad de moluscos herbívoros, siendo renovados cada siete días. Los resultados muestran variación espacial y temporal en el porcentaje de raspados en la superficie de los discos, mayor porcentaje de raspados del caracol *Echinolittorina peruviana* en el área con mayor densidad de esta especie, y menor porcentaje de raspados para las especies con menor densidad; también se registraron raspados para especies no registradas en los muestreos de densidad.

Palabras clave: intermareal, orilla rocosa, pastoreo, herbivoría, moluscos, discos de cera.

ABSTRACT

Herbivorous molluscs exert an important influence on the structure of rocky intertidal communities, scraping the rock for feed of microalgae, then can also remove macroalgae propagules and even invertebrate larvae settled in the vicinity, thus affecting the density and distribution these populations. Then, monitoring of the grazing activity of these molluscs, spatial and temporal, contribute to you understand and even predict events related to the dynamics of intertidal communities. In this work, we used wax disks placed on surface level of rocky, and recording the scrapes made by the radula of molluscs while feeding. This method is an efficient technique for measuring grazing pressure. The discs were placed in three areas with differences in density of herbivorous molluscs, being renewed every seven days. The results show spatial and temporal variation in the percentage of scrapes on the surface of the discs, a higher percentage of scrapings from the snail *Echinolittorina peruviana* in the area with the highest density of this species, lower percentage of scrapings for species with lower density, also scrapings recorded for species not recorded in the sampling density.

Keywords: intertidal, rocky shore, grazing, herbivory, molluscs, wax discs.

1. INTRODUCCIÓN

Uno de los principales propósitos de la ecología de comunidades es comprender las interacciones entre los factores bióticos y abióticos que determinan la variación espacial y temporal de las poblaciones (Krebs, 1985; Menge y Farrell, 1989). El relativamente fácil acceso al hábitat de la orilla rocosa para la observación ha permitido la elaboración de modelos orientados a describir los patrones que sigue su estructura (Paine, 1974; Bertness *et al.*, 1999). Se sabe que las interacciones entre los productores y los herbívoros son complejas, siendo influidas por diversos factores como la disponibilidad de nutrientes, facilitación entre herbívoros y algas —por la preferencia trófica de algún caracol sobre cierta especie de alga, lo que puede favorecer el desarrollo de otra alga— (Bracken *et al.*, 2014; Guidone *et al.*, 2012), patrones de distribución y comportamiento alimentario individual de los herbívoros (Aguilera y Navarrete, 2011) y la composición de especies y densidad de herbívoros (Coleman *et al.*, 2006). Productores como las algas son organismos sésiles que influyen en el hábitat causando un importante impacto sobre las otras especies y, en consecuencia, sobre la estructura de la comunidad (Beck, 1998, 2000). Cabe recordar que, debido a su tamaño, las algas incrementan la heterogeneidad del medio y sirven de hábitat a gran variedad de invertebrados (Santelices y Griffiths, 1994). Por lo tanto, gran parte de los conocimientos sobre estructura de comunidades del intermareal rocoso surgirán del estudio de los factores que produzcan un importante impacto sobre estas poblaciones. Uno de los más importantes factores que ha surgido como limitante en la distribución de las poblaciones algales son los animales pastoreadores (Santelices, 1990; Branch y Moreno, 1994). Entre los diferentes grupos que conforman estos herbívoros, son los moluscos los que producen un mayor impacto, especialmente en latitudes templadas (Hawkins y Hartnoll, 1983; Norton *et al.*, 1990). Muchos moluscos pastoreadores se alimentan raspando el sustrato con la rádula, lo cual produce la remoción del *biofilm*, formado por diatomeas, bacterias, cianobacterias

y protozoos inmersos en una matriz de mucopolisacáridos (Wahl, 1989), además de propágulos de macroalgas y larvas de invertebrados que se encontraban establecidos cerca del *biofilm*, afectando así sus poblaciones (Nicotri, 1977; Steneck y Watling, 1982; Connell, 1985; Santelices, 1990; Hill y Hawkins, 1991; Thompson *et al.*, 1997; Johnson y Hawkins, 1998; Buschbaum, 2000; O'Connor, 2008; Guidone *et al.*, 2012). Comprender la variación espacial y temporal del comportamiento alimentario de los consumidores es importante para ayudar a interpretar y predecir la organización y la dinámica de las comunidades del intermareal (Williams y Little, 2007).

Aun cuando la importancia de los moluscos pastoreadores en el intermareal rocoso está bien documentada por diversos estudios, falta aclarar su relación con otros factores que influyen la sucesión (Benedetti-Cecchi, 2000), así como establecer las interacciones directas e indirectas entre estos y otras especies componentes de la comunidad, tanto a pequeña como a gran escala, debido a su impacto significativo en su estructura y dinámica (Kim, 1997; Bertness *et al.*, 1999). En general, son necesarios los estudios de estas comunidades ya que, de esa forma, se registrarían no solo cambios naturales en el tiempo y en el espacio, sino también aquellos cambios ocurridos como respuesta a disturbios producto de la actividad humana (Moreno *et al.*, 1984; Underwood y Chapman, 1998; Steneck y Carlton, 2000; Fraschetti *et al.*, 2001; Thompson *et al.*, 2002; O'Connor, 2013) o debido a severos eventos climáticos como el evento El Niño (Tarazona *et al.*, 1985, 1988; Menge y Lubchenco, 2008).

En el Perú, los estudios sobre estas comunidades empezaron con Paredes (1974), quien describió la zonación intermareal de Lima; Paredes y Tarazona (1980) y Tarazona *et al.* (1985, 1988) enfocaron los estudios hacia la descripción de la estructura comunitaria, y otros han realizado estudios dirigidos a dilucidar procesos y mecanismos determinantes de la estructura comunitaria (Tokeshi *et al.*, 1989, Tokeshi y Romero, 1995). Se ha estudiado el efecto del pastoreo de *Echinolittorina peruviana*

sobre el biofilm, reclutamiento de cirrípedos y abundancia de macroalgas, señalando que el efecto ecológico de esta especie no se había estudiado (Hidalgo *et al.*, 2008); también se estudió el efecto del pastoreo de moluscos y los nutrientes en la sucesión (Firstater *et al.*, 2012). Siendo la actividad pastoreadora de los moluscos un factor determinante de la estructura comunitaria del intermareal rocoso, por su efecto sobre las poblaciones de microalgas, diásporas de macroalgas y reclutas de invertebrados, es necesario registrar el pastoreo de los moluscos en el campo, de manera espacial y temporal.

En el presente trabajo se aplicó la técnica de discos de cera colocados a nivel de la superficie del sustrato rocoso del intermareal, para registrar marcas dejadas por la rádula de los moluscos gasterópodos durante su pastoreo y estudiar las variaciones en su intensidad. De esta manera se buscó contribuir al conocimiento de la dinámica de la estructura comunitaria en este ambiente de la costa peruana.

2. MARCO TEÓRICO

2.1 Características biológicas del área de estudio

La descripción biológica se basa en los trabajos de Paredes (1974), Paredes y Tarazona (1980), Tokeshi *et al.* (1989) y Paredes *et al.* (1999). La malacofauna de pastoreadores la conforman especies como las lapas *Scurria viridula*, *Scurria ceciliana*, *Lottia orbigny*, *Siphonaria lessoni*, *Fissurella peruviana* y *F. crassa*; los caracoles *Echinolittorina peruviana*, *Tegula atra* y *Prisogaster niger*. La fauna sésil la conforman, en su mayoría, mitílidos como *Semimytilus algosus*, *Perumytilus purpuratus* y cirrípedos como *Chthamalus cirratus*, *Notochthamalus scabrosus* y *Austromegabalanus psittacus*, este último presente solo en la zona infralitoral. Entre la flora macroalgal destacan las rodófitas *Chondracanthus chamissoi*, *Ahnfeltiopsis furcellata* y especies de *Gelidium*, además de clorofitas como *Ulva nematoidea* y *Ulva intestinalis*. La microflora está conformada por grupos de diatomeas, clorofitas y cianofitas agrupadas a manera de mancha verde; también existen grupos de rodofitas como esporofitos de cryptonemiales en estado incrustante formando una mancha roja, y coralináceas costrosas a manera de manchas de color blanco y rosado.

2.2 Efecto de los moluscos pastoreadores

Los moluscos herbívoros, como caracoles y lapas, son importantes componentes de las redes tróficas del intermareal rocoso y su actividad influye en la estructura de la comunidad. En la competencia por espacio entre especies de algas, la presencia de moluscos pastoreadores puede favorecer o perjudicar a alguna de las especies. Esto fue demostrado en New England (Atlántico Norte) por Lubchenco (1978), quien mediante manipulación de la densidad del caracol *Littorina littorea* en pozas de marea con las algas *Chondrus crispus* y *Enteromorpha* observó que, al alimentarse el caracol, tenía preferencia sobre *Enteromorpha*, por lo que en las pozas con alta densidad de *L. littorea* el alga *Enteromorpha* era eliminada, predominando *C. crispus*.

Estudios similares sobre litorínidos han sido realizados por Williams (1993), Cervin y Åberg (1997), Bertness *et al.* (1999), Carlson *et al.* (2006) e Hidalgo *et al.* (2008). Al sur de Chile, Jara y Moreno (1984), realizando experimentos de adición y remoción de moluscos herbívoros, determinaron que la distribución y abundancia del alga *Iridaea boryana* y otras efímeras depende de la abundancia de herbívoros. Los moluscos herbívoros también influyen en la sucesión, acelerándola o retrasándola. Kim (1997), Benedetti-Cecchi (2000) y Masterson *et al.* (2008), mediante remoción de moluscos herbívoros, observaron su rol en la sucesión algal, así como las interacciones que ocurren entre estos y las otras especies de la comunidad. Berlow y Navarrete (1997) realizaron remoción de caracoles y lapas para observar su efecto sobre la cantidad de espacios vacíos que, en su mayoría, estaban colonizados por cirrípedos. Kaehler y Williams (1997), mediante experimentos de exclusión de herbívoros, que incluían exclusión de moluscos, observaron que estos ocasionalmente reducían, pero no evitaban, el reclutamiento de ciertas algas incrustantes. Coleman *et al.* (2006) también realizó experimentos de exclusión de herbívoros en cinco áreas del oeste de Europa y encontró diferencias en las respuestas a escalas espaciales grandes; así, al norte, con un mayor impacto del pastoreo en la distribución de las algas, la remoción de lapas redujo la variación espacial en la distribución algal, mientras que al sur, con menor impacto de los herbívoros, la remoción de lapas tuvo un efecto menor en las algas; además, en lugares con condiciones duras (exposición al hielo en invierno o alta insolación en verano), la exclusión de lapas tuvo resultados impredecibles. También se han elaborado algunos modelos sobre el pastoreo de moluscos. Chelazzi *et al.* (1998), mediante un modelo que simula el sistema digestivo de lapas, establece que las características del sustrato, en cuanto a alimento disponible, encontrado por las lapas durante su pastoreo puede producir patrones de pastoreo y gasto energético muy variables. Burrows *et al.* (2000) presenta un modelo que reproduce patrones de alimentación basados en factores del medio ambiente y características de las lapas, destacando que la actividad alimentaria de las lapas durante los ciclos de mareas

depende de la disponibilidad de alimento, el riesgo de depredación y condiciones de las lapas como estado energético, volumen intestinal y tasa de procesamiento del alimento. Johnson *et al.* (1998) presenta un modelo espaciotemporal lapa-*Fucus* que muestra variaciones espaciales y temporales en la abundancia del alga *Fucus*, lo que tendría una relación indirecta con la densidad y patrones de comportamiento alimentario de las lapas. Otros estudios tratan sobre el efecto de la estructura del hábitat sobre la distribución y abundancia de herbívoros, lo que puede influir también en la presión de pastoreo. Beck (1998, 2000) concluye que la complejidad estructural del intermareal rocoso afecta la densidad y diversidad de gasterópodos, ya que estos responden a la estructura del hábitat que les ofrece refugio de factores físicos y biológicos. También se ha estudiado el rol de los moluscos herbívoros en la distribución a manera de congregaciones de las comunidades de algas, hallando que la densidad local de los pastoreadores, como caracoles y lapas, afecta el establecimiento de algas juveniles, al reducir su reclutamiento a nivel local (Johnson *et al.*, 1997; Underwood y Chapman, 1998; Burrows y Hawkins, 1998).

2.3 Acción de la rádula sobre las especies reclutas del sustrato rocoso

Los diferentes patrones de dietas entre grupos de moluscos pastoreadores están determinados por diferencias funcionales en el aparato radular, ya que aquellos con rádula ripidoglosa o taenioglosa tienden a preferir en su dieta algas microscópicas y filamentosas, mientras que los poseedores de rádula docoglosa, además de consumir algas microscópicas, también consumen algunas algas coriáceas (Steneck y Watling, 1982). La manera de alimentación de la mayoría de moluscos con estos tipos de rádula consiste en raspar el sustrato rocoso para extraer la capa de microalgas, lo que también produce la remoción de propágulos de macroalgas y larvas de invertebrados que se hallaban establecidos cerca de la capa de microalgas, afectando así sus poblaciones (Nicotri, 1977; Connell, 1985; Santelices, 1990; Thompson *et al.*, 1997; Johnson y Hawkins, 1998; Buschbaum, 2000). Las huellas producidas por la rádula de

moluscos gasterópodos durante su alimentación pueden proporcionar información sobre su comportamiento alimentario y la naturaleza del material que se extrae e ingiere; así mismo, pueden proporcionar evidencia de la manera como se afecta al material biológico durante el pastoreo (Hickman y Morris, 1985). Las marcas producidas por la rádula de moluscos pastoreadores han sido encontradas en fósiles como conchas de bivalvos; la paleontología considera a estas marcas evidencias icnológicas, es decir, huellas que dejaron al realizar sus actividades (De Gibert *et al.*, 2007).

2.4 Técnicas para el estudio de la actividad pastoreadora de moluscos

El estudio de la actividad pastoreadora de moluscos ha conducido al desarrollo de diversas técnicas para su registro, ya que estos se alimentan raspando el sustrato, lo cual no deja claras evidencias. Hartnoll (1986) describió algunos estudios donde se realizaron observaciones directas de lapas marcadas durante un periodo de hasta seis meses, registrando la posición y el tiempo de movimiento de las lapas con la ayuda de marcas en el área o mediante fotografías. También citó otros casos en los cuales se utilizaron micrófonos colocados en la roca cercana a la lapa, para escucharla durante sus actividades. Finalmente describió el uso de marcas electromagnéticas en la concha, que emiten una señal hacia antenas colocadas en el área.

Thompson *et al.* (1997) citó algunas de estas técnicas, incluso otras no mencionadas por Hartnoll (1986), y con variados nombres. Así, mencionó a la actografía, en la que se utilizan imanes sobre la concha de lapas que dan una señal a receptores ubicados en el área, registrando su desplazamiento. Wadke *et al.* (2007) propuso una técnica similar probada en un acuario con *Patella vulgata*. Otra técnica mencionada fue la fotomotografía que, mediante fotografías, registra el desplazamiento de las lapas por la señal brillante que deja en la fotografía un dispositivo luminoso montado en la concha del molusco, técnica que realizó Davies *et al.* (2006) pero utilizando una

videogradora para registrar las señales luminosas; la sonografía, que consiste en el registro del ruido que produce la rádula al raspar la roca, técnica también empleada por Burnett *et al.* (2014). Thompson *et al.* (1997) califica estos métodos como costosos en términos de tiempo y dinero, y opta por una sencilla técnica que consiste en el uso de superficies de cera dental en las cuales los moluscos pastoreadores dejan una marca distintiva de la rádula durante su recorrido de alimentación. Según este autor, esta técnica permite el registro espacial y temporal de un índice de intensidad de pastoreo.

Forrest *et al.* (2001) utilizó esta técnica, de superficies de cera, para estimar el pastoreo de gasterópodos en orilla rocosa, considerando la relación entre la cantidad de raspados obtenidos en la cera y la densidad de gasterópodos en el área de estudio, así como la cantidad de alimento (microalgas) en el sustrato. Jenkins y Hartnoll (2001) y Jenkins *et al.* (2001) validaron la técnica y la utilizaron para registrar la variación de la actividad pastoreadora de la lapa *Patella vulgata* en la costa europea, relacionando su variación con la abundancia de microalgas sobre la roca. Reyes *et al.* (2001), utilizando discos de cera sobre sustrato rocoso en el laboratorio, obtuvo patrones de marcas radulares para cuatro especies de moluscos pastoreadores. Hutchinson y Williams (2003) y Johnson *et al.* (2008) recomiendan utilizar esta técnica en combinación con otras análogas para un adecuado registro de la intensidad de pastoreo. Range *et al.* (2008) registró actividad pastoreadora de gasterópodos en orilla rocosa al comparar la eficacia de algunas técnicas de exclusión de moluscos de áreas experimentales. O'Connor (2008), utilizando discos de cera, registró actividad pastoreadora de *Patella vulgata*, *Littorina littorea* y *Gibbula umbilicalis* sobre roca y sobre grupos de mejillones.

3. OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Registrar variaciones en la intensidad de pastoreo de moluscos gasterópodos del intermareal rocoso de la bahía de Ancón.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Determinar áreas con presencia de moluscos gasterópodos pastoreadores y registrar la variación de su densidad.
- Obtener patrones de marcas radulares para cada especie de molusco presente en el área de estudio.
- Registrar la variación de la actividad pastoreadora de moluscos gasterópodos en el campo.
- Analizar y discutir los resultados, comparándolos con investigaciones recientes.

4. MATERIAL Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo durante los meses de octubre, noviembre y diciembre del año 2001 en la orilla rocosa al sur de la bahía de Ancón, Lima ($11^{\circ} 46' 08''$ S, $77^{\circ} 11' 30''$ W) (fig. 1). Esta localidad, al igual que toda la costa peruana, está sometida a un régimen de marea semidiurnal. Esta área de estudio se caracteriza por ser protegida y con muy escaso tránsito de personas (restringido).

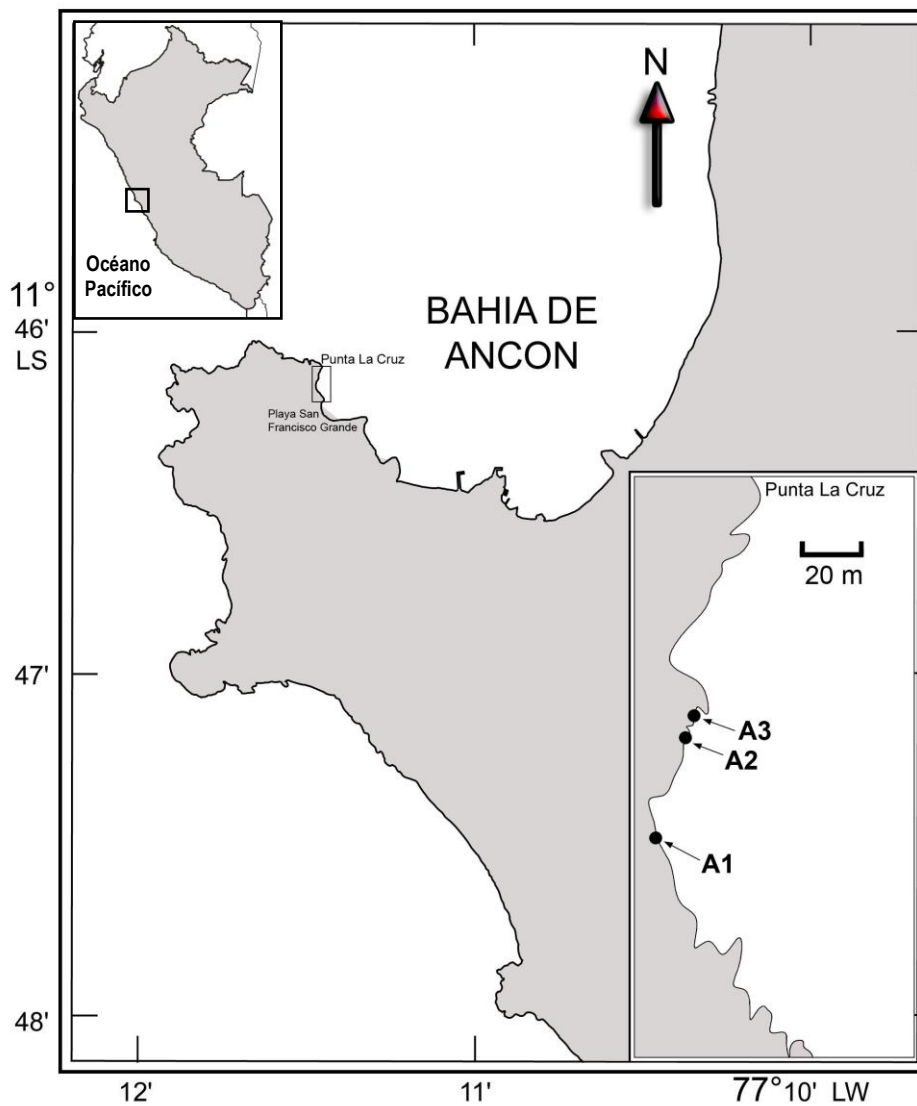


Figura 1. Mapa de ubicación del área de estudio

4.2 Desarrollo del estudio

4.2.1 Determinación de áreas con presencia de moluscos pastoreadores y determinación de la densidad

En el área de estudio se establecieron tres lugares de observación verticales de dimensiones (largo x alto, en metros): **A1** = 4,5 x 0,8; **A2** = 4,5 x 1; y **A3** = 3,5 x 1. Basándose en el modelo de zonación de Paredes (1974) se trabajó en la zona litoral, abarcando la franja supralitoral y la zona mediolitoral. En estas áreas se registró cada siete días la densidad de moluscos pastoreadores y organismos sésiles como cirrípedos, utilizando el método del cuadrado, ubicando diez puntos al azar en cada área y empleando en cada punto un cuadrado metálico de 25 cm de lado. En el análisis de datos, los valores de densidad se expresarán como el promedio del número de individuos por área del cuadrado de 25 x 25 (0,0625 m²). Los muestreos fueron realizados durante las horas de baja marea. Los niveles de marea durante las horas de muestreo se establecieron utilizando la Tabla de Mareas publicada por la Dirección de Hidrografía Naval de la Marina de Guerra del Perú.

4.2.2 Obtención de patrones de marcas radulares en laboratorio

- **Elección y colecta de los herbívoros:** se utilizaron aquellas especies de moluscos herbívoros cuya forma de alimentación es el raspado del sustrato. Diez individuos de cada especie fueron llevados al laboratorio envueltos en papel toalla húmedo y dentro de una cámara de aislación térmica. En el laboratorio se colocaron en acuarios con aireación continua para su aclimatación.

- **Elección y colecta de los sustratos:** se seleccionaron cuatro rocas graníticas pequeñas, de forma más o menos cúbica, con un volumen aproximado de 2000 cm³ y cubiertas de algas filamentosas y costrosas, para utilizarlas como sustrato. Estas se transportaron al laboratorio envueltas en papel toalla húmedo y dentro de una cámara de aislamiento térmica a 8 °C. En el laboratorio se procedió a eliminar toda la macrofauna presente. Utilizando un taladro de columna con broca de 1,6 cm de diámetro se realizaron, en la cara superior plana, seis hoyos de 0,5 cm de profundidad, distribuidos regularmente sobre el sustrato. Utilizando masilla epóxica se definió mejor la profundidad, forma circular y el diámetro (1,6 cm) de los hoyos. Finalmente, los sustratos fueron colocados en acuarios por separado, con aireación continua, fotoperiodo 8:16 (luz:oscuridad) y temperatura 30:28 (día:noche) para su aclimatación.
- **Elaboración de los discos de cera:** el procedimiento se basó en el trabajo realizado por Thompson *et al.* (1997). A partir de un tubo de PVC para agua caliente, de 1,6 cm de diámetro exterior y 1,2 cm de diámetro interior, se cortaron anillos de 0,5 cm de altura en los cuales, además, se elaboraron canales externos para facilitar su manipulación (fig. 2). Estos se colocaron sobre una lámina de vidrio, previamente limpiada con glicerina. Se calentó cera dental blanca, de incrustación, en un baño María a 90 °C hasta quedar completamente líquida y se vertió dentro de los anillos de PVC, llenándolos y dejándolos enfriar hasta que la cera recuperase su dureza. Luego, se separaron los discos de la lámina. Para la parte experimental se utilizaron aquellos discos cuya superficie de cera que estuvo en contacto con la lámina estuviera completamente limpia, plana y sin marcas. Estos discos fueron colocados en los hoyos de los sustratos, cuidando que la superficie del disco se mantuviera continua con la del sustrato.

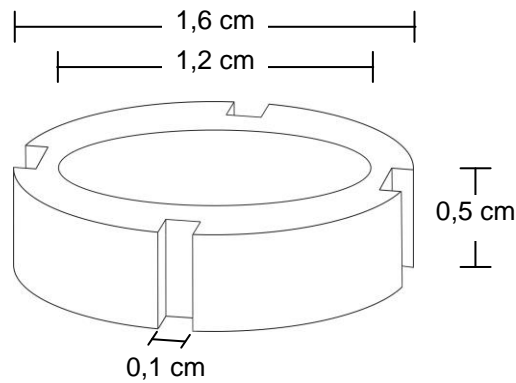


Figura 2. Anillo de PVC

- **Obtención de marcas:** diez individuos de una especie fueron colocados en un acuario con aireación, que contenía una de las rocas aclimatadas con los discos de cera puestos. Estos discos fueron retirados y revisados diariamente hasta observar marcas de la rádula de los moluscos. La revisión se realizó bajo el estereoscopio, coloreando la superficie del disco con azul de metileno, a fin de lograr un mejor contraste para que aun las marcas más pequeñas se hicieran evidentes.

4.2.3 Registro de la actividad pastoreadora de moluscos gasterópodos en terreno

Con base en el modelo de zonación de Paredes (1974) descrito para la localidad de Punta Cruz (Ancón), se trabajó en la zona litoral, desde el límite inferior de la franja supralitoral, caracterizada por la población de *Echinolittorina peruviana*, hacia abajo. En cada área se elaboraron dos réplicas de 12 hoyos en formación 4 x 3 y con una separación de aproximadamente 20 cm entre cada hoyo. Debido a la dureza de la roca tuvo que emplearse un cincel delgado y un martillo. Una vez terminados los hoyos, se procedió a definir mejor su forma y profundidad empleando masilla epóxica, la cual se colocó en periodos de baja marea para evitar que el agua interfiriera con su adherencia. En estos hoyos se colocaron

discos de cera, los cuales fueron renovados cada semana, para registrar la variación temporal y espacial de la intensidad de pastoreo (fig. 3). Se registró el porcentaje del área de cera raspada en cada disco. El porcentaje de área se obtuvo mediante la lectura de cada disco bajo el estereoscopio y empleando una cuadrícula con 350 divisiones, registrando el número de cuadrados que ocupaba un determinado tipo de marca. Se obtuvo el promedio del porcentaje de superficie raspada del total de discos por cada área (24 discos) para cada fecha de muestreo.

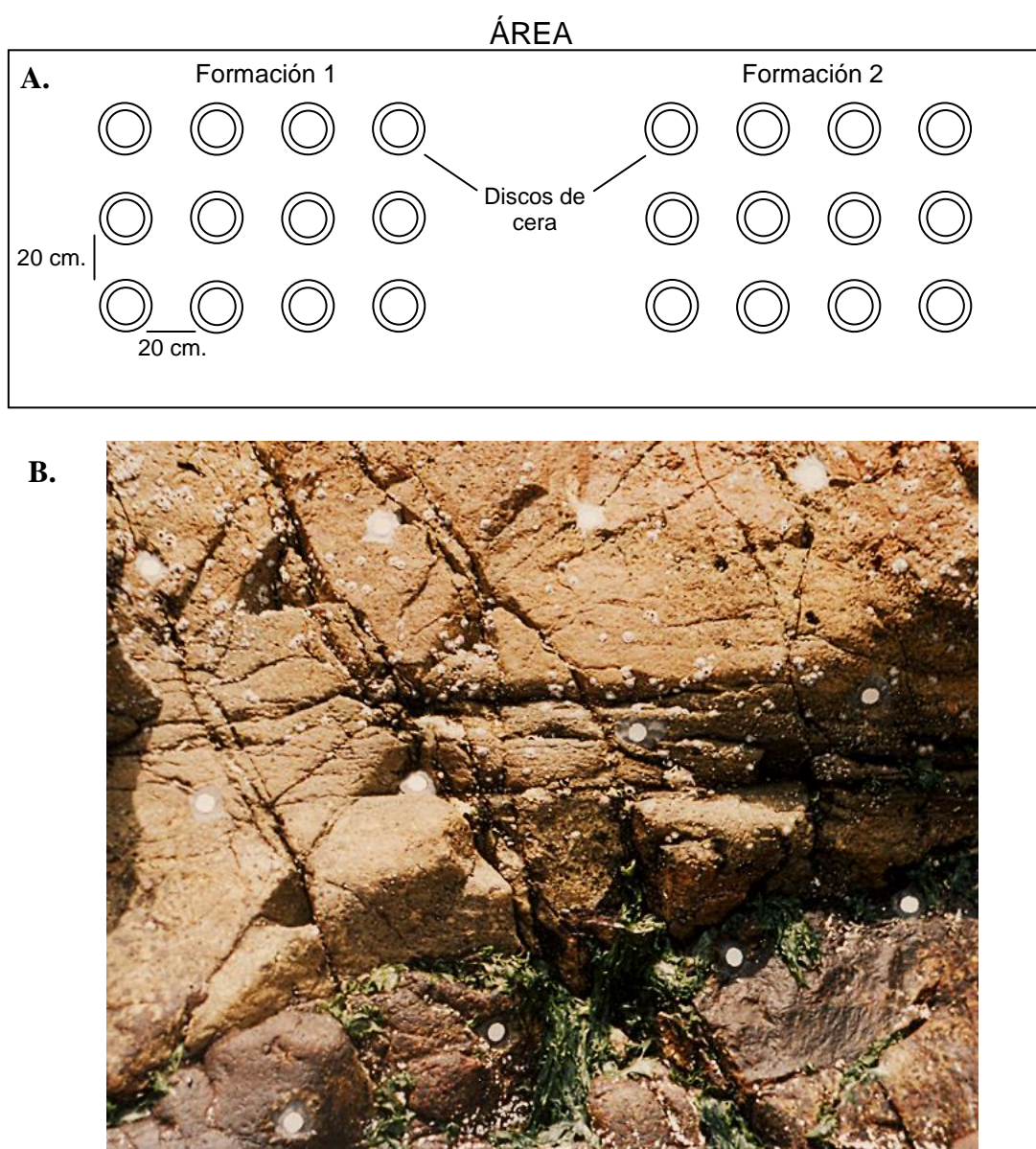


Figura 3. A) Distribución de 24 discos en dos formaciones en cada área. B) Formación de 12 discos de cera en la roca

5. RESULTADOS

Los muestreos se realizaron en las siguientes fechas del año 2001: Semana 1 (27 de octubre), semanas 2, 3, 4 y 5 (3, 12, 19, 26 de noviembre, respectivamente), semanas 6 y 7 (3 y 11 de diciembre, respectivamente).

5.1 Determinación de áreas con presencia de moluscos pastoreadores y registro de la densidad

A1 (fig. 4. A): es un área de aproximadamente 4,5 m de largo y 0,8 m de altura. La densidad de cada especie está indicada como promedio \pm ETM/0,0625 m². El molusco pastoreador más abundante fue el caracol *Echinolittorina peruviana*, con una densidad de $44,6 \pm 3,8$; *Scurria ceciliana* alcanzó $4,3 \pm 0,34$; y *Siphonaria lessoni* un $0,17 \pm 0,09$. En muestreos previos a nuestras semanas de trabajo se observaron solo algunos individuos de *Lottia orbigny*, *Tegula atra* y *Prisogaster niger*. También se observaron algunas especies de macroalgas en la parte inferior como *Ulva nematoidea*, *Ahnfeltiopsis furcellata* y *Chondracanthus chamissoi*. Los animales sésiles presentes fueron cirrípedos de la especie *Chthamalus cirratus* ($91,14 \pm 9,7$), de 3 a 4 mm de diámetro aproximadamente y en distribución regular en la parte superior y media del área. También se notaron algunos bivalvos como *Perumytilus purpuratus* agrupados en grietas de la parte inferior.

A2 (fig. 4. B): presenta aproximadamente 4,5 m de largo y 1 m de altura. La densidad de cada especie está indicada como promedio \pm ETM/0,0625 m². La densidad de la fauna pastoreadora es mucho menor que en A1 y la constituyen el caracol *Echinolittorina peruviana* con $14,9 \pm 2,1$, siendo la especie más abundante; y las lapas *Scurria ceciliana* con $1,4 \pm 0,27$; *Siphonaria lessoni* con $0,6 \pm 0,15$; *Lottia orbigny* con $0,11 \pm 0,56$; y *Scurria viridula* con $0,13 \pm 0,53$; estos últimos se presentan ocupando las grietas principalmente. El cirrípedo *Chthamalus cirratus* ($63,35 \pm 11,91$) presenta

distribución agrupada, ocupando principalmente las grietas y en gran número de individuos de 2 a 3 mm de diámetro. Algunos individuos de otros organismos sésiles como anémonas de las especies *Phimactis clematis* y *Phymantea pluvia*, también se presentan solo en las grietas.

A3 (fig. 4. C): presenta aproximadamente 3,5 m de largo por 1 m de alto. La densidad de la fauna pastoreadora es menor que en A2. La densidad de cada especie está indicada como promedio \pm ETM/0,0625 m². La especie más abundante fue el caracol *Echinolittorina peruviana* con $10,8 \pm 1,28$; otras especies fueron *Scurria ceciliana* con $1,73 \pm 0,26$; *Siphonaria lessoni* con $1,41 \pm 0,34$; *Lottia orbigny* con $0,86 \pm 0,49$; y *Scurria viridula* con $0,04 \pm 0,24$; estos últimos ocupan las grietas principalmente. El cirrípedo *Chthamalus cirratus* ($29,01 \pm 3,73$) presenta una distribución más regular que en A2, aunque también se observa gran cantidad en las grietas. Otros organismos sésiles como anémonas de las especies *Phimactis clematis* y *Phymantea pluvia*, también se presentan solo en las grietas.

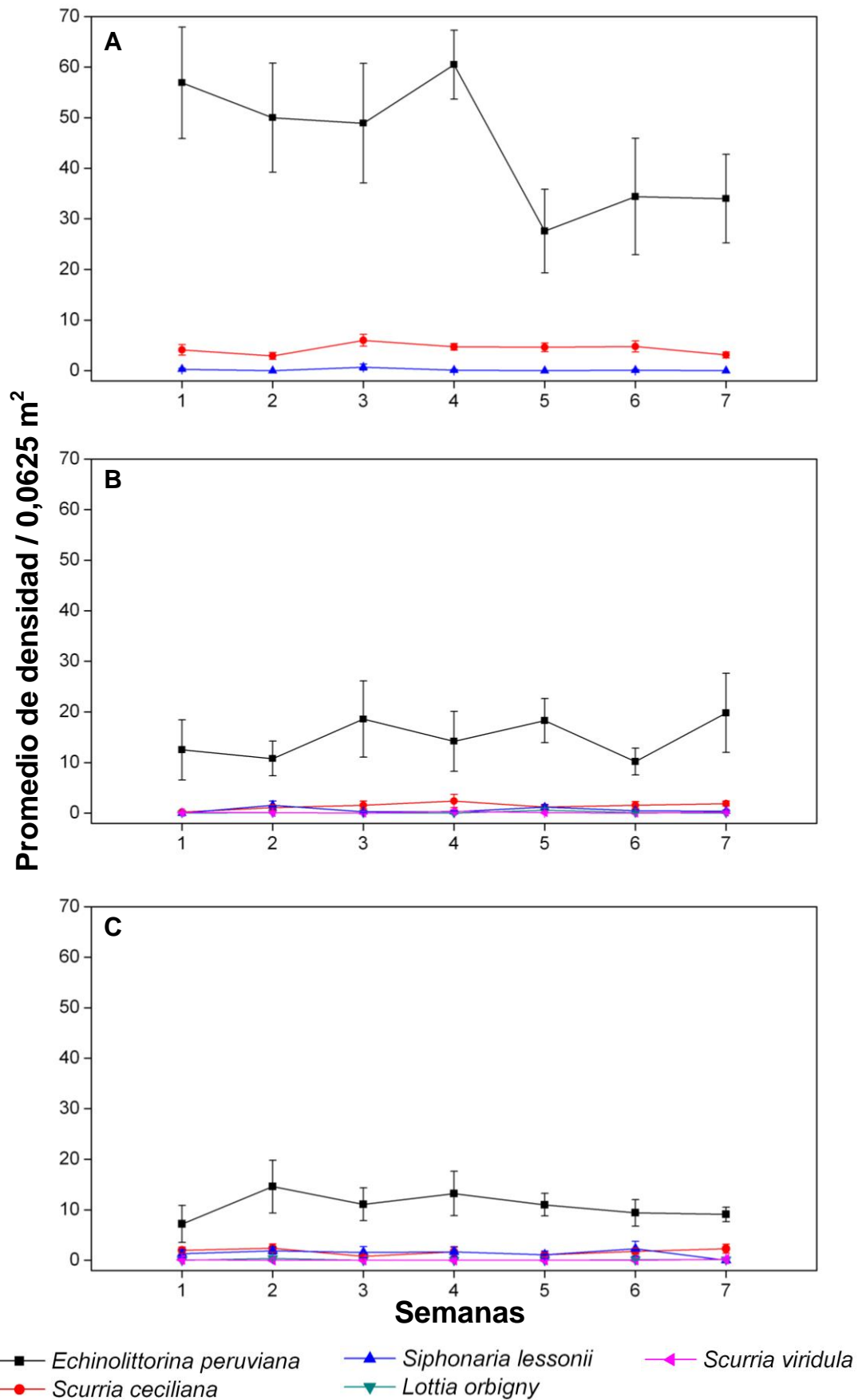


Figura 4. Densidad (Promedio \pm ETM/0,00625 m²) de moluscos gasterópodos pastoreadores. A) A1, B) A2 y C) A3 (n=10)

5.2 Obtención de patrones de marcas radulares en laboratorio

Los procedimientos realizados en el laboratorio para cada especie de molusco, dio como resultado patrones de marcas radulares (fig. 5).

Echinolittorina peruviana produjo raspados superficiales con forma de dos series paralelas de líneas oblicuas. *Tegula atra* produjo raspados en grupos de 4-10 marcas paralelas con forma de arco. También de obtuvieron marcas de *Prisogaster niger* y resultaron ser parecidas a las de *Tegula atra*, aunque cada arco se notaba más delgado y en mayor cantidad. *Scurria ceciliana* realizó raspados a manera de arañosos, con cuatro marcas paralelas, alargadas, rectas y con extremos ahusados. Los raspados realizados por *Lottia orbigny* y *Scurria viridula* resultaron similares a los de *Scurria ceciliana*. Los raspados de *Siphonaria lessoni* fueron muy diferentes a los de otras especies.

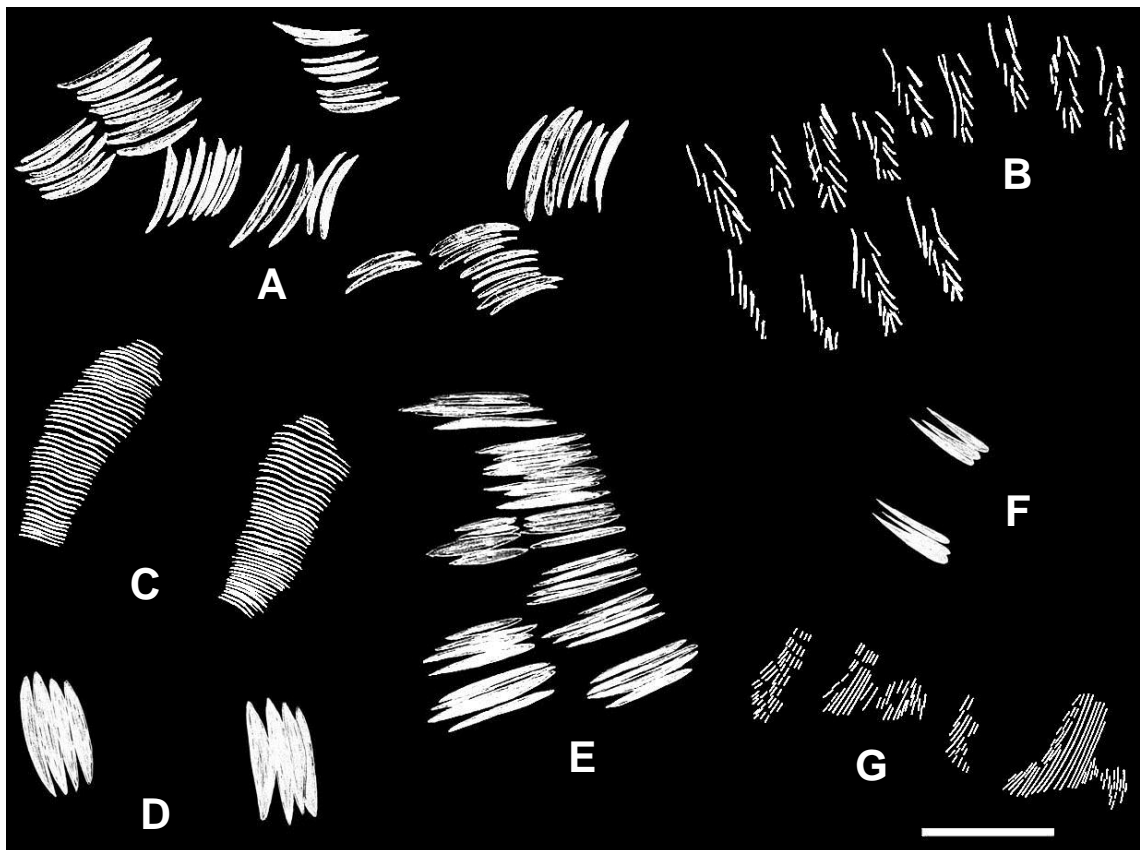


Figura 5. Esquema de los raspados producidos por los moluscos sobre los discos de cera. A) *Tegula atra*, B) *Echinolittorina peruviana*, C) *Prisogaster niger*, D) *Scurria viridula*, E) *Scurria ceciliana*, F) *Lottia orbigny* y G) *Siphonaria lessoni*. Barra = 500 µ

5.3 Registro de la actividad pastoreadora en terreno

La figura 6 muestra la variación de los niveles de marea a las 10 a. m. durante los días que duró el estudio. El nivel de marea para cada día se estableció a partir de los datos de la Tabla de Mareas para el Callao, publicada por la Dirección de Hidrografía Naval de la Marina de Guerra del Perú.

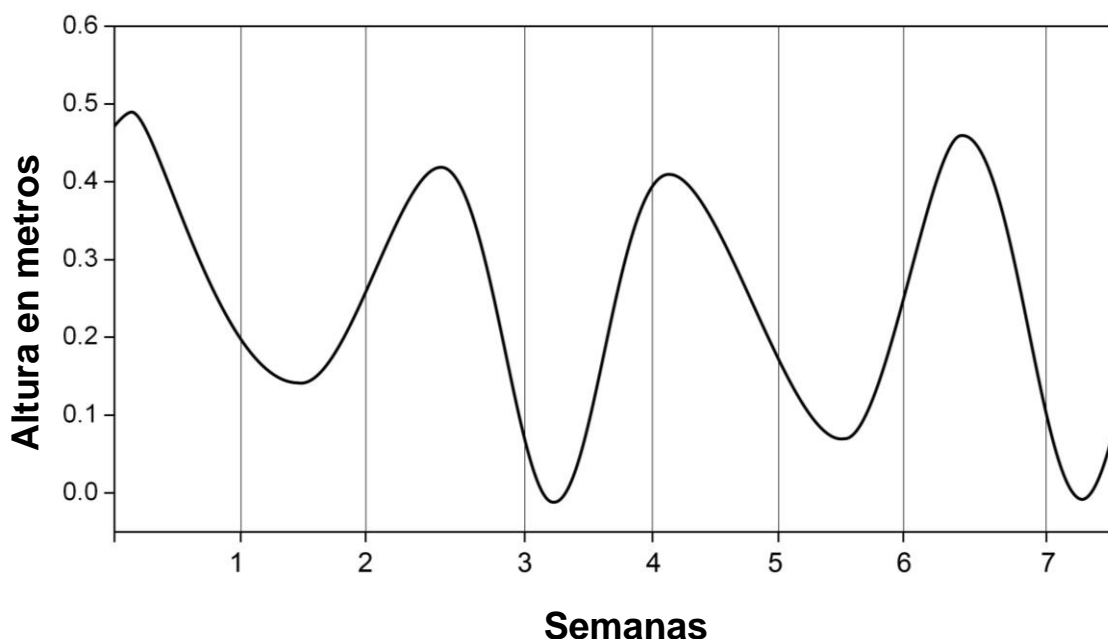


Figura 6. Gráfica de la variación de los niveles de marea a las 10 a. m. durante los días del estudio

A1: los raspados de *Echinolittorina peruviana* representaron, en promedio, el 85,6% del raspado total de especies (fig. 7.A); hasta la semana cuatro el porcentaje de raspado varió de forma similar a la densidad, para luego ir en aumento en las tres últimas semanas, en las cuales la densidad disminuyó (fig. 8.A). Los raspados de *Siphonaria lessoni* representaron menos del 0,3%, con su máximo valor en una semana de baja densidad, con una tendencia similar a la de *E. peruviana* las primeras cuatro semanas (fig. 9.A). A pesar de la densidad de *Scurria cecilians*, no se observaron raspados (fig. 10.A). Se obtuvieron pocos raspados de *Scurria viridula* en las semanas cinco y siete (fig. 11.A). Pese a no tener registro de densidad del caracol *Tegula atra*, sí se observaron raspados con una tendencia similar a la de *E. peruviana* las primeras cuatro semanas para después disminuir (fig. 12.A). Hay que indicar que

también se registraron raspados de *Prisogaster niger*, aun sin registro de densidad (fig. 13).

A2: a lo largo de las primeras seis semanas, el porcentaje de raspado por disco de *E. peruviana* alcanzó un promedio de 0,1%, mostrando en la semana siete un valor máximo de 3,5% (fig. 7.B) y en esta semana representó el 89,9% de raspados del total de especies. *Siphonaria lessoni* solo en la semana cinco registró un valor de 0,01% de raspados (fig. 9.B). *Scurria ceciliana* registró solo algunos raspados en la semana dos a pesar de su densidad (fig. 10.B). *Scurria viridula* mostró una variación de porcentaje de raspados con una tendencia similar a la variación de su densidad (fig. 11.A), con un máximo porcentaje de raspado (0,8%) y de densidad en la semana cuatro. A pesar de no presentarse valores de densidad para *Tegula atra*, esta especie sí registró raspados cuyos mayores valores de porcentaje de raspado coinciden con los menores valores de *Scurria viridula* (fig. 12.B). También se registraron algunos raspados de *Prisogaster niger* en la semana siete (fig. 13.B).

A3: *E. peruviana* presentó un variable porcentaje de raspado por disco con máximos valores en las semanas seis y siete, donde representó en promedio el 89,3% del raspado total de especies (fig. 7.C). En estas dos semanas, la densidad de *E. peruviana* fue menor que en las cuatro semanas anteriores (fig. 8.C). En las semanas uno a cinco y en la siete, *Siphonaria lessoni* registró un bajo porcentaje de raspado por disco (0,03% en promedio), alcanzando un valor máximo de 0,2% en la semana seis, en la cual también alcanzó la máxima densidad (fig. 9.C). No se registraron raspados de *Scurria ceciliana* a pesar de sus valores de densidad (fig. 10.C). *Scurria viridula* registró máximos valores de porcentaje de raspado en las semanas tres y cinco (0,4% y 0,8%, respectivamente), periodo en el cual no presentó valores de densidad (fig. 11.B).

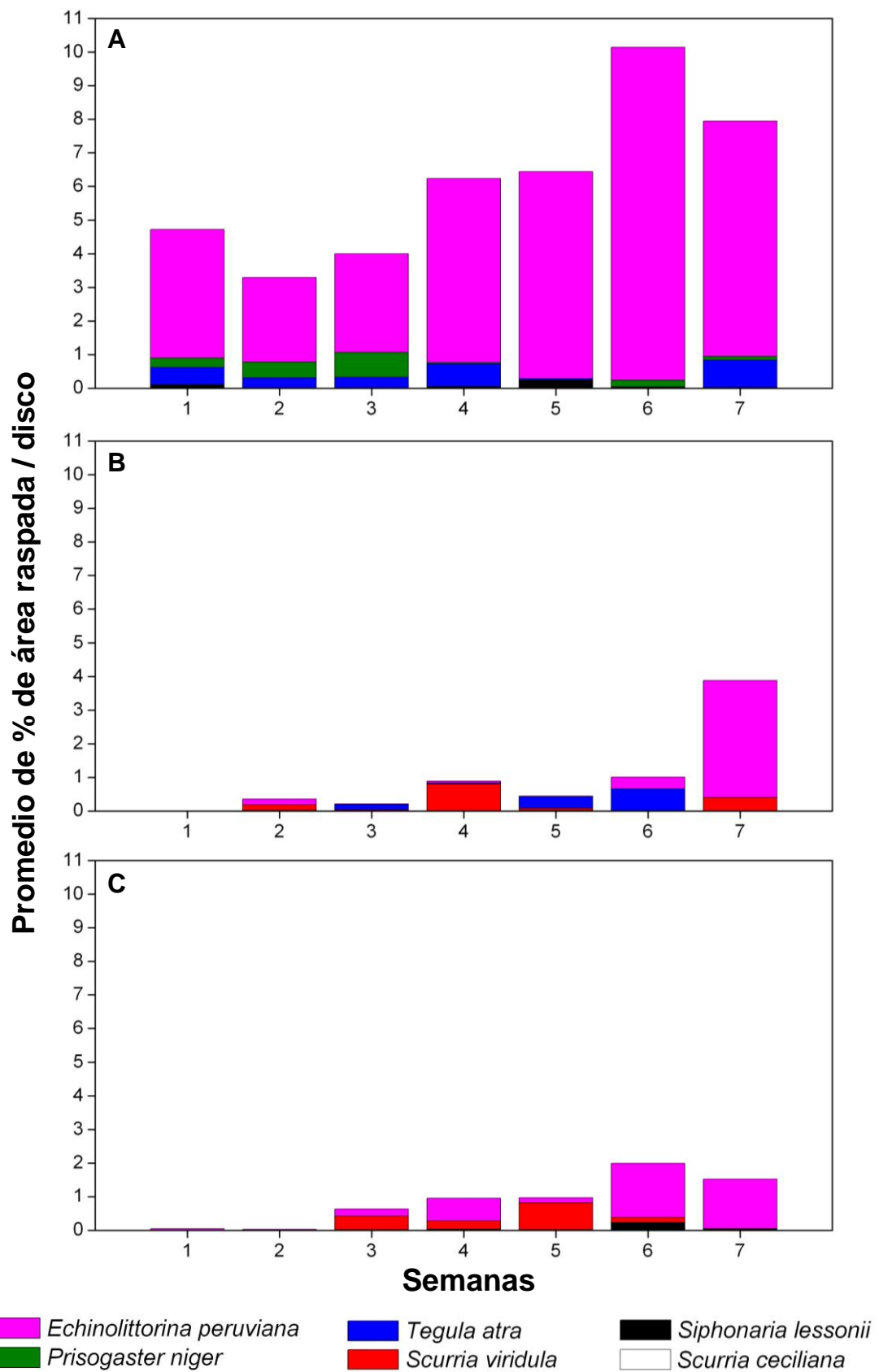


Figura 7. Promedio de porcentaje de área raspada para cada especie de molusco gasterópodo pastoreador. A) **A1**, B) **A2** y C) **A3**

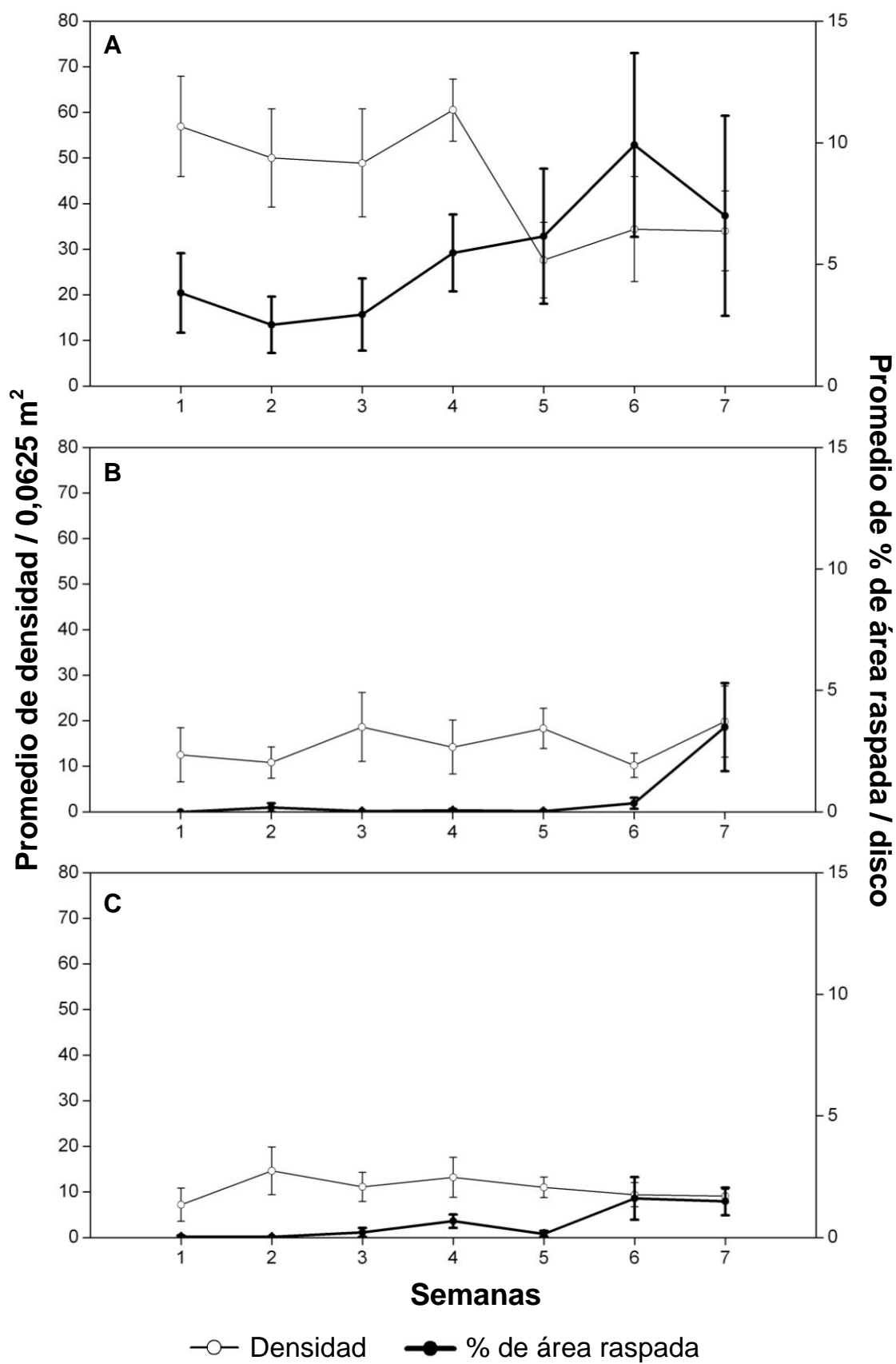


Figura 8. Promedio \pm ETM (barras verticales). Densidad (n=10) y porcentaje de área marcada por disco (n=24) de *Echinolittorina peruviana*. A) A1, B) A2 y C) A3

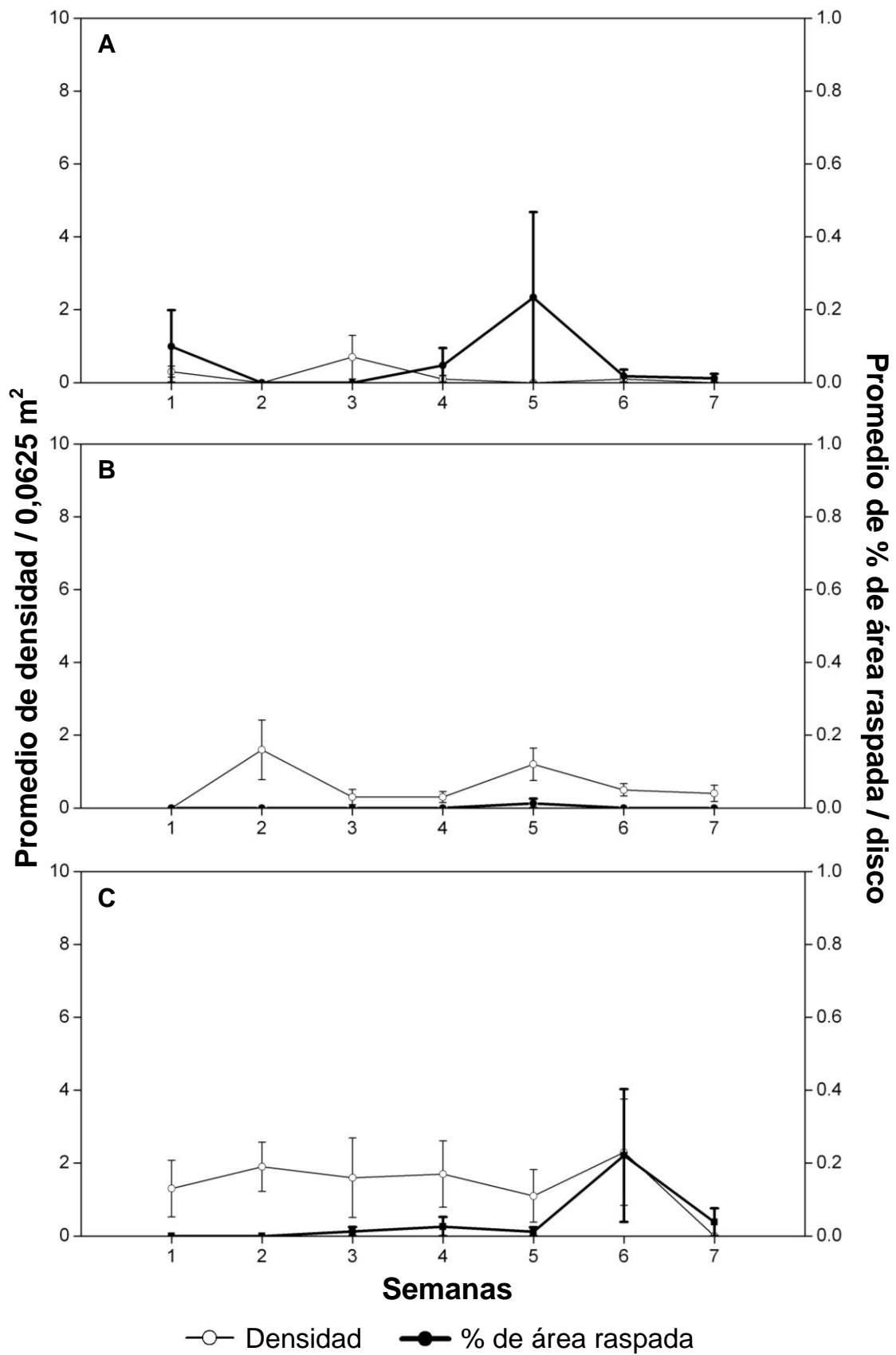


Figura 9. Promedio \pm ETM (barras verticales). Densidad (n=10) y porcentaje de área marcada por disco (n=24) de *Siphonaria lessoni*. A) A1, B) A2 y C) A3

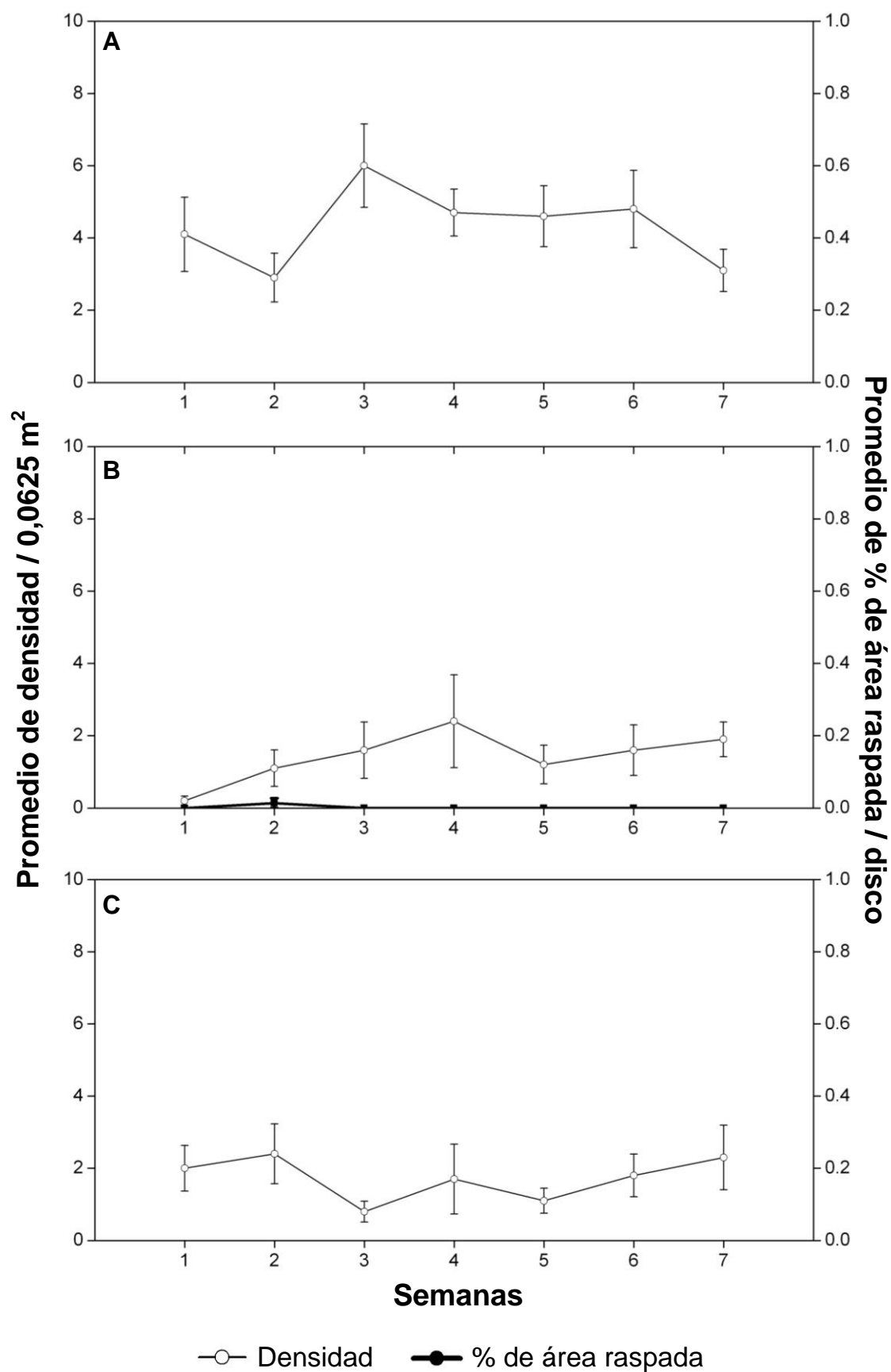


Figura 10. Promedio \pm ETM (barras verticales). Densidad ($n=10$) y porcentaje de área marcada por disco ($n=24$) de *Scurria cecilians*. A) **A1**, B) **A2** y C) **A3**. No se registraron raspados en las áreas 1 y 3

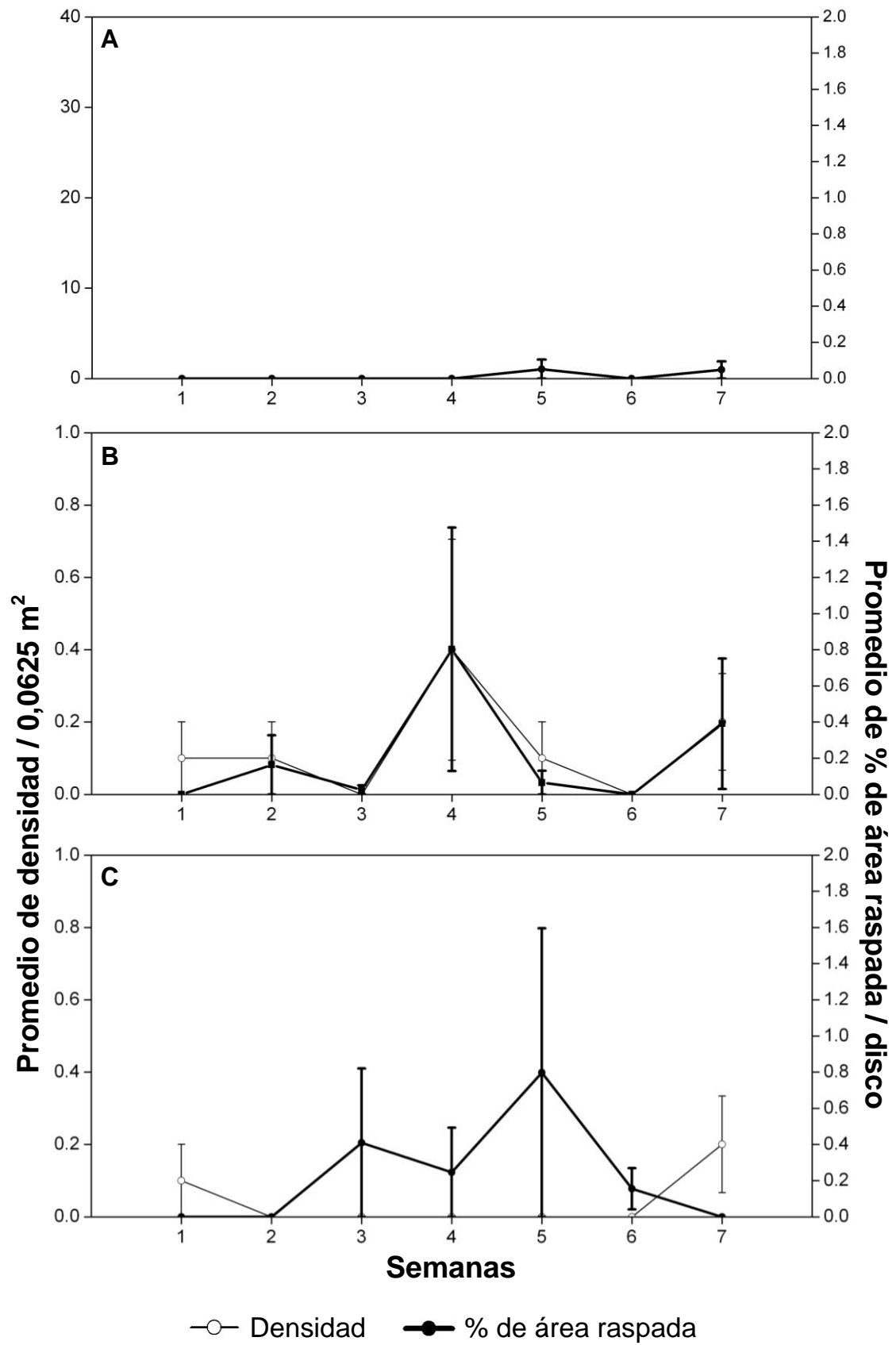


Figura 11. Promedio \pm ETM (barras verticales). Densidad (n=10) y porcentaje de área marcada por disco (n=24) de *Scurria viridula*. A) A1, B) A2 y C) A3. En A1 no se registraron individuos

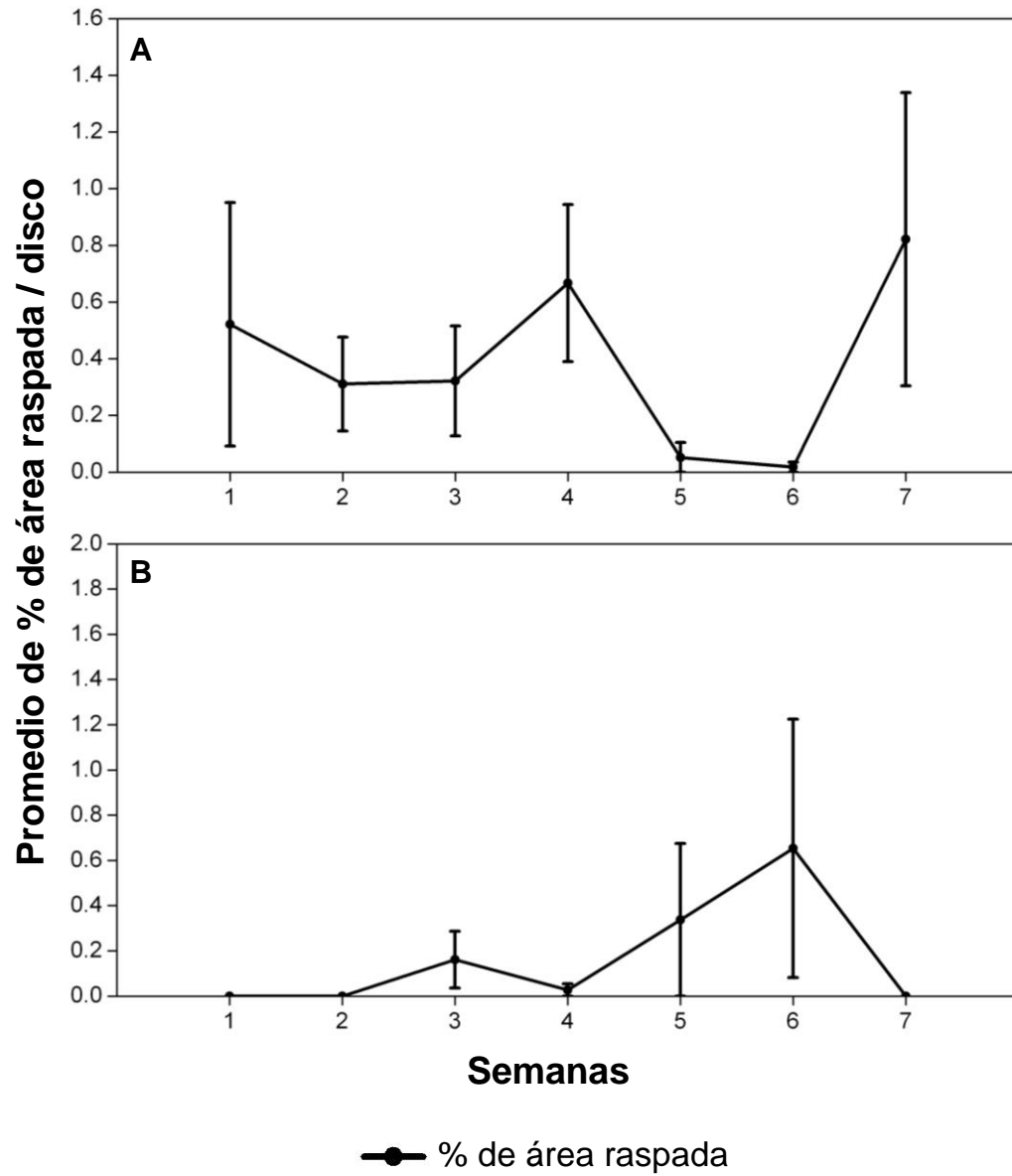


Figura 12. Promedio \pm ETM (barras verticales). Porcentaje de área marcada por disco ($n=24$) de *Tegula atra*. A) **A1**, B) **A2**. No se registraron individuos durante los muestreos de densidad. En **A3** no se registraron individuos ni raspados

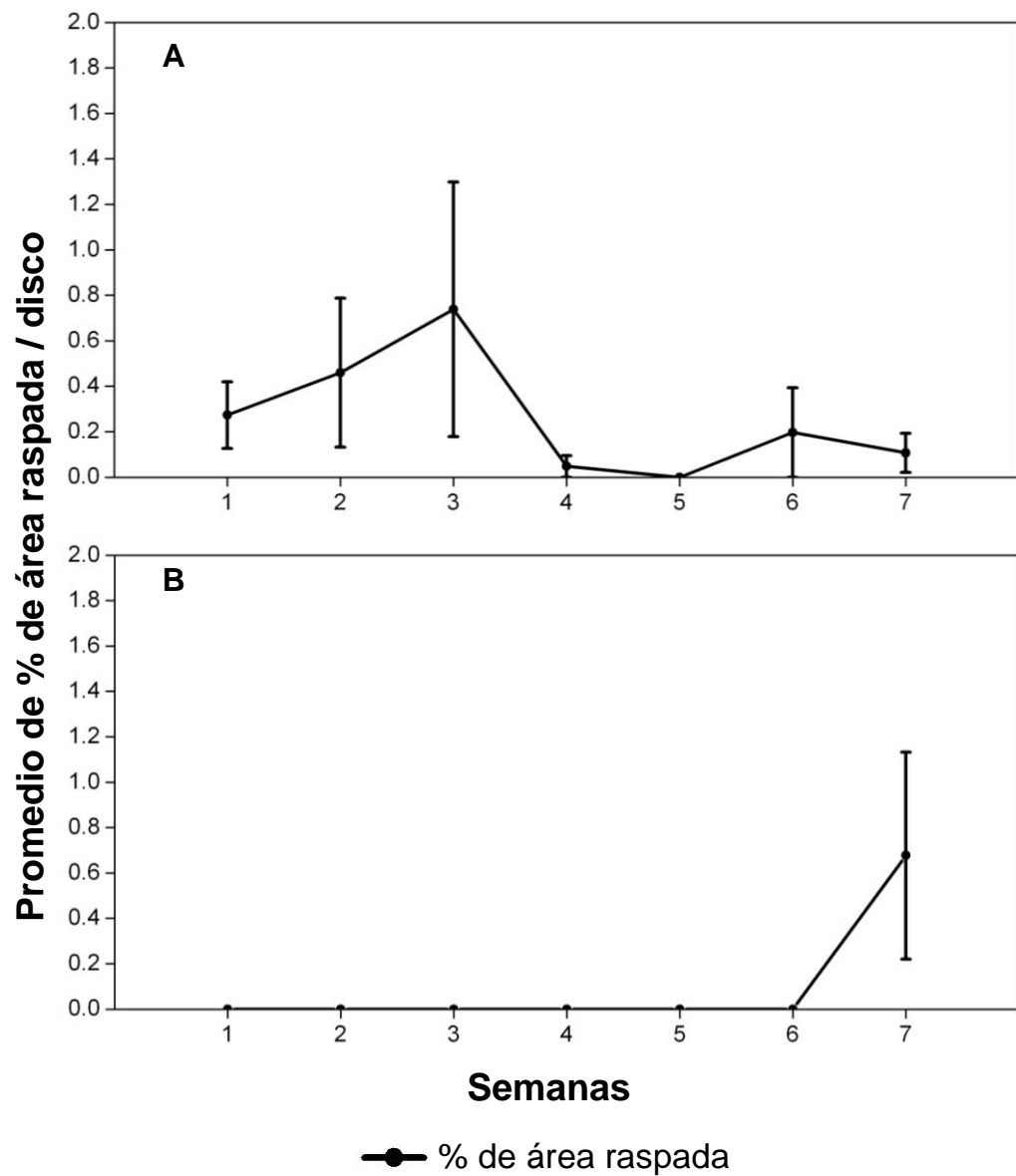


Figura 13. Promedio \pm ETM (barras verticales). Porcentaje de área marcada por disco (n=24) de *Prisogaster niger*. A) **A1**, B) **A2**. No se registraron individuos ni raspados en **A3**

6. DISCUSIONES

6.1 Determinación de áreas con presencia de moluscos pastoreadores y registro de la densidad

Considerando a Paredes (1974) pudimos encontrar a los gasterópodos pastoreadores de nuestro interés como caracoles (*E. peruviana*) y lapas (géneros *Scurria*, *Lottia* y *Siphonaria*) en los niveles supralitoral y mediolitoral; para el caso de los caracoles *Tegula atra* y *Prisogaster niger*, que caracterizan a niveles inferiores del mediolitoral e infralitoral, su presencia en nuestra área de estudio, detectada por la presencia de sus raspados en la cera, se pudo deber a incursiones durante marea alta. Forrest *et al.* (2001) considera áreas con alta densidad y áreas con baja densidad de gasterópodos para hallar una relación con el número de marcas en los discos. En nuestro caso, el área A1 presentó la mayor densidad de gasterópodos, en A2 y A3 la densidad fue menor, aunque con más especies. En los tres lugares de observación, el caracol *Echinolittorina peruviana* presentó la mayor densidad.

6.2 Obtención de patrones de marcas radulares en laboratorio

Las marcas de raspados obtenidas para los gasterópodos de las áreas estudiadas son similares a las marcas de otras especies con el mismo tipo de rádula. *Tegula atra* y *Prisogaster niger*, ambos con rádula ripidoglosa, realizaron marcas con un patrón similar a *Calliostoma zizyphinum* y *Gibbula* spp. (Thompson *et al.*, 1997), *Austrocochlea porcata* y *Nerita atramentosa* (Forrest *et al.*, 2001) y *Montfortula rugosa* (Range *et al.*, 2008). *Echinolittorina peruviana*, con rádula taenioglosa, mostró un patrón de raspado similar a *Littorina obtusata* (Thompson *et al.*, 1997), *Bembicium nanum* y *Littorina unifasciata* (Forrest *et al.*, 2001; Range *et al.*, 2008). Los raspados producidos por las lapas *Scurria ceciliana*, *Lottia orbigni* y *Scurria viridula*, especies con rádula docoglosa, muestran un patrón a manera de arañazos semejante a los obtenidos para *Patella vulgata* (Thompson *et al.*, 1997), *Cellana tramoserica* (Forrest

et al., 2001; Range *et al.*, 2008). *Siphonaria lessoni* realizó raspados notablemente diferentes a los de otras especies, como también lo mostró Range *et al.* (2008) para *Siphonaria denticulata* y *S. virgulata*, lo que puede atribuirse a su diferente morfología radular.

6.3 Registro de la actividad pastoreadora en el campo

La técnica de los discos de cera, basada en Thompson *et al.* (1997), resultó eficiente para el registro de actividad pastoreadora de gasterópodos en el campo. Podemos hablar de intensidad de pastoreo con base en el porcentaje de área marcada en los discos de cera, y esta presentó variaciones espaciales y temporales. Forrest *et al.* (2001) registró mayor número de raspados en áreas con grandes densidades de gasterópodos. Hidalgo *et al.* (2008), empleando esta técnica en un área cercana a la nuestra, registró a *Echinolittorina peruviana* como el gasterópodo más abundante y sugiere que el efecto del pastoreo sobre las microalgas, reclutamiento de cirrípedos y cobertura de macroalgas que estaba estudiando se debe al pastoreo de esta especie. En nuestro estudio, el área con mayor densidad de gasterópodos (Área 1) presentó también mayor cantidad de raspados, en especial para *Echinolittorina peruviana*, el gasterópodo más abundante en las tres áreas. Forrest *et al.* (2001) también señala considerar a la densidad como una medida indirecta de la intensidad de pastoreo en un área determinada; para nuestro estudio, esto no se cumple para todas las especies, incluso hay casos como los de *Tegula atra* y *Prisogaster niger* que, sin registros de densidad, sí produjeron marcas, posiblemente al pastorear por el área de los discos durante la marea alta.

Hutchinson y Williams (2003) concluyen que registrar la densidad en marea baja subestima la presión de pastoreo al registrarse menor cantidad de individuos y de especies por unidad de área. De ser así, consideramos que una relación más cercana entre la intensidad de pastoreo y la densidad solo se apreciaría con muestreos de

densidad en marea alta, ya que en ese momento se registraría el verdadero despliegue de los gasterópodos por el área para alimentarse, cosa que no ocurre en marea baja, donde pueden encontrarse en niveles inferiores o inactivos en grietas. Cabe señalar que la técnica de los discos de cera registra la actividad pastoreadora desarrollada durante un determinado periodo, lo que constituye una forma muy útil de registrar la actividad de un organismo que a simple vista no está presente en el área. Esto fue aprovechado por Range *et al.* (2008) para registrar la presencia de gasterópodos en áreas sometidas a técnicas para la exclusión de gasterópodos y así demostrar la eficiencia de la técnica de exclusión. Debido a que existen factores que pueden hacernos subestimar la intensidad de pastoreo, como el sobrepastoreo (acumulación de varias capas de raspado en un mismo lugar del disco), el rechazo a la presencia de la cera o la alta heterogeneidad del área que podría generar discos muy aislados, se recomienda utilizar una combinación de técnicas como la observación directa y otras técnicas análogas de registro de actividad pastoreadora (Hutchinson y Williams, 2003; Johnson *et al.*, 2008).

El tiempo de exposición de los discos, de siete días, permitió obtener raspados para todas las especies registradas en los muestreos de densidad; este periodo también fue considerado adecuado por Thompson *et al.* (1997), Forrest *et al.* (2001) y Hutchinson y Williams (2003), aunque en el caso de los dos primeros autores también se considera adecuado un periodo de 14 días para estudios a largo plazo, Thompson *et al.* (1997) también recomienda estandarizar el tiempo de exposición, ya que periodos muy largos pueden exponer los discos a sobrepastoreo. Forrest *et al.* (2001) registró mayor cantidad de raspados en áreas con mayor densidad de moluscos herbívoros lo que, a nuestro parecer, indicaría que se deben tomar en cuenta registros previos de densidad para establecer un tiempo de exposición adecuado. Johnson *et al.* (2008), Masterson *et al.* (2008) y Noël *et al.* (2009) utilizaron tiempos de 14 días con muy pocos casos de sobrepastoreo. Nuestro estudio no muestra casos de sobrepastoreo ni siquiera para la

especie más abundante, *E. peruviana*; además, muestreos de 15 días realizados con posterioridad al periodo del estudio mostraron mayor cantidad de raspados para los caracoles y algunas lapas, por lo que consideramos que, como recomendaba Thompson *et al.* (1997), para nuestro caso es posible realizar cambio de discos cada 15 días en un estudio a largo plazo.

7. CONCLUSIONES

- El estudio demostró que, aun con las modificaciones realizadas a la técnica de Thompson *et al.* (1997), se logró obtener registro de raspados de la rádula de moluscos gasterópodos en laboratorio y en el campo.
- En el campo, la técnica registró variaciones en la intensidad de pastoreo, representado por el porcentaje de área raspada en los discos, de forma temporal y espacial.
- En la mayoría de los casos, la intensidad de pastoreo tuvo relación con la densidad. Fue mayor en la especie más abundante, *Echinolittorina peruviana*, y menor en el resto de especies, como lapas y otros caracoles.
- La técnica sirvió para registrar actividad pastoreadora de gasterópodos que, según los muestreos para densidad, estaban ausentes en una determinada área.
- Una forma de cuantificar la intensidad de pastoreo, como lo brinda esta técnica, es útil para relacionarla con otros factores, físicos y biológicos, y así establecer cuál de estos afecta en mayor o menor grado la actividad de los moluscos.
- El periodo de muestreo de siete días resultó ser adecuado para la especie más abundante, *E. peruviana*. Posteriores muestreos de discos con periodos de dos semanas mostraron mayor cantidad de raspados en lapas. Es necesario establecer un periodo adecuado para las especies en el área, considerando que este pueda hacer los muestreos sostenibles a largo plazo.
- El adecuado registro de los raspados depende mucho de la capacidad para diferenciar marcas similares realizadas por especies de la misma familia y con el mismo tipo de rádula. Este fue el caso de las lapas del género *Scurria* en las que se observaron, en laboratorio, algunas variaciones en tamaño y profundidad de los raspados, incluso entre individuos de la misma especie.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUILERA, M. y NAVARRETE, S. Distribution and activity patterns in an intertidal grazer assemblage: influence of temporal and spatial organization on interspecific associations. *Marine Ecology Progress Series*, 2011, vol. 431, p. 119-136.

BECK, M. Comparison of the measurement and effects of habitat structure on gastropods in rocky intertidal and mangrove habitats. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 169, p. 165-178.

BECK, M. Separating the elements of habitats structure: independent effects of habitat complexity and components on rocky intertidal gastropods. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, vol. 249, nº 1, p. 29-49.

BENEDETTI-CECCHI, L. Predicting direct and indirect interactions during succession in a mid-littoral rocky shore assemblage. *Ecological Monographs*, 2000, vol. 70, nº 1, p. 45-72.

BENEDETTI-CECCHI, L.; BULLERI, F.; CINELLI, F. The interplay of physical and biological factors in maintaining mid-shore and low-shore assemblages on rocky coasts in the north-west Mediterranean. *Oecologia*, 2000, vol. 123, nº 3, p. 406-417.

BERLOW, E. y NAVARRETE, S. Spatial and temporal variation in rocky intertidal community organization: Lessons from repeating field experiments. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, vol. 214, nº 1-2, p. 195-229.

BERTNESS, M.; LEONARD, G.; LEVINE, J.; SCHMIDT, P.; INGRAHAM, A. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology*, 1999, vol. 80, nº 8, p. 2711-2726.

BRACKEN, M.; DOLECAL, R.; LONG, J. Community context mediates the top-down vs. bottom-up effects of grazers on rocky shores. *Ecology*, 2014, vol. 95, nº 6, p. 1458-1463.

BRANCH, G. y MORENO, C. Intertidal and Subtidal Grazers. En: SIEGFRIED, W. Roy (edit.): *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa. Ecological Studies*. Berlín: Springer-Verlag, 1994, vol. 103, pp. 75-100.

BURNETT, N.; VILLARTA, K.; WILLIAMS, G. Rasping patterns of the high-shore limpet *Cellana grata*. *Journal of Molluscan Studies*, 2014, vol. 80, nº 4, p. 1-4.

BURROWS, M. y HAWKINS, S. Modelling patch dynamics on rocky shores using deterministic cellular automata. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 167, nº 7, p. 1-13.

BURROWS, M.; SANTINI, G.; CHELAZZI, G. A state-dependent model of activity patterns in homing limpets: balancing energy returns and mortality risks under constraints on digestion. *Journal of Animal Ecology*, 2000, vol. 69, nº 2, p. 290-300.

BUSCHBAUM, C. Direct and indirect effects of *Littorina littorea* (L.) on barnacles growing on mussel beds in the Wadden Sea. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 440, nº 1-3, p. 119-128.

CARLSON, R.; SHULMAN, M.; ELLIS J. Factors contributing to spatial heterogeneity in the abundance of the common periwinkle *Littorina littorea* (L.). *Journal of Molluscan Studies*. 2006, vol. 72, nº 2, p.149-156.

CERVIN, G. y ÅBERG, P. Do littorinids affect the survival of *Ascophyllum nodosum* germlings? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, vol. 218, nº 1, p. 35-47.

CHELAZZI, G.; PARPAGNOLI, D.; SANTINI, G. A satiation model for the temporal organization of grazing in limpets. *Functional Ecology*, 1998, vol. 12, nº 2, p. 203-210.

COLEMAN, R.; UNDERWOOD, A.; BENEDETTI-CECCHI, L.; ÅBERG, P.; ARENAS, F.; ARRONTEs, J.; CASTRO, J.; HARTNOLL, R.; JENKINS, S.; PAULA, J.; DELLA SANTINA, P.; HAWKINS, S. A continental scale evaluation of the role of limpet grazing on rocky shores. *Oecologia*, 2006, vol. 147, nº 3, p. 556-564.

CONNELL, J. The consequences of variation in initial settlement vs. post-settlement mortality in rocky intertidal communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1985, vol. 93, nº 1-2, p. 11-45.

DAVIES, M.; EDWARDS, M.; WILLIAMS, G. Movement patterns of the limpet *Cellana grata* (Gould) observed over a continuous period through a changing tidal regime. *Marine Biology*, 2006, vol. 149, p. 775-787.

DE GIBERT, J.; DOMÈNECH, R.; MARTINELL, J. Bioerosion in shell beds from the Pliocene Roussillon Basin, France: Implications for the (macro) bioerosion ichnofacies model. *Acta Palaeontologica Polonica*, 2007, vol. 52, nº 4, p. 783-798.

FORREST, R.; CHAPMAN, M.; UNDERWOOD, A. Quantification of radular marks as a method for estimating grazing of intertidal gastropods on rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, vol. 258, nº 2, p. 155-171.

FIRSTATER, F.; HIDALGO, F.; LOMOVASKY, B.; IRIBARNE, O. Grazing and nutrient effects on a high rocky intertidal of the Peruvian central coast. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2012, vol. 422-423, p. 9-13.

FRASCHETTI, S.; BIANCHI, N.; TERLIZZI, A.; FANELLI, G.; MORRI, C.; BOERO, F. Spatial variability and human disturbance in shallow subtidal hard substrate assemblages: a regional approach. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, vol. 212, p. 1-12.

GUIDONE, M.; THORNBURGH, C.; VINCENT, E. Snail grazing facilitates growth of two morphologically similar bloom-forming *Ulva* species through different mechanisms. *Journal of Ecology*, 2012, vol. 100, p. 1105-1112.

HARTNOLL, R. The monitoring of limpet movement: A review. *Progress in Underwater Science*, 1986, vol. 11, p. 137-146.

HAWKINS, S. y HARTNOLL, R. Grazing of intertidal algae by marine invertebrates. *Oceanography and marine biology*, 1983, vol. 21, p. 195-285 (citado por Santelices *et al.* 1986).

HICKMAN, C. y MORRIS, T. Gastropod feeding tracks as a source of data in analysis of the functional morphology of radulae. *The Veliger*, 1985, vol. 27, p. 357-365.

HIDALGO, F.; FIRSTATER, F.; FANJUL, E.; BAZTERRICA, M.; LOMOVAZKY, B.; TARAZONA, J.; IRIBARNE, O. Grazing effects of the periwinkle *Echinolittorina peruviana* at a central Peruvian high rocky intertidal. *Helgoland Marine Research*, 2008, vol. 62, nº 1, p. S73-S83.

HILL A. y HAWKINS, S. Seasonal and spatial variation of epilithic microalgae distribution and abundance and its ingestion by *Patella vulgata* on a moderately exposed rocky shore. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 1991, vol. 71, nº 2, p. 403-423.

HUTCHINSON, N. y WILLIAMS, G. An assessment of variation in molluscan grazing pressure on Hong Kong rocky shores. *Marine Biology*, 2003, vol. 142, p. 495-507.

JARA, H. y MORENO, C. Herbivory and structure in a midlittoral rocky community: a case in southern Chile. *Ecology*, 1984, vol. 65, p. 28-38.

JENKINS, S.; ARENAS, F.; ARRONTEs, J.; BUSSELL, J.; CASTRO, J.; COLEMAN, R.; HAWKINS, S.; KAY, S.; MARTÍNEZ, B.; OLIVEROS, J.; ROBERTS, M.; SOUSA, S.; THOMPSON, R.; HARTNOLL, R. European-scale analysis of seasonal variability in limpet grazing activity and microalgal abundance. *Marine Ecology Progress Series*, 2001, vol. 211, p. 193-203.

JENKINS, S. y HARTNOLL, R. Food supply, grazing activity and growth rate in the limpet *Patella vulgata* L.: a comparison between exposed and sheltered shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2001, vol. 258, p. 123-139.

JOHNSON, M.; BURROWS, M.; HARTNOLL, R.; HAWKINS, S. Spatial structure on moderately exposed rocky shores: patch scales and the interactions between limpets and algae. *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 160, p. 209-215.

JOHNSON, M.; BURROWS, M.; HAWKINS, S. Individual based simulations of the direct and indirect effects of limpets on a rocky shore *Fucus* mosaic. *Marine Ecology Progress Series*, 1998, vol. 169, p. 179-188.

JOHNSON, M.; HANLEY, M.; FROST, N.; MOSLEY, M.; HAWKINS, S. The persistent spatial patchiness of limpet grazing. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, vol. 365, p. 136-141.

JOHNSON, M. y HAWKINS, S. Insights from a general model of herbivores and macroalgae on rocky shores. *Oikos*, 1998, vol. 82, p. 603-608.

KAEHLER, S. y WILLIAMS, G. Do factors influencing recruitment ultimately determine the distribution and abundance of encrusting algae on seasonal tropical shores? *Marine Ecology Progress Series*, 1997, vol. 156, pp. 87-96.

KIM, J. The role of herbivory, and direct and indirect interactions, in algal succession. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, vol. 217, nº 1, p. 119-135.

KREBS, Ch. *Ecología: estudio de la distribución y la abundancia*. 2nd ed. México: Harla, 1985. 753 p. ISBN. 968-6034 53-6

LUBCHENCO, J. Plant species diversity in a marine intertidal community: Importance of herbivore food preference and algal competitive abilities. *The American Naturalist*, 1978, vol. 112, p. 23-39.

MASTERSON, P.; ARENAS, F.; THOMPSON, R.; JENKINS, S. Interaction of top down and bottom up factors in intertidal rockpools: Effects on early successional macroalgal community composition, abundance and productivity. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, vol. 363, p. 12-20.

MENGES, B. y FARRELL, T. Community structure and interaction webs in shallow marine hard-bottom communities: Tests of an environmental stress model. *Advances in Ecological Research*, 1989, vol. 19, p. 189-262.

MENGES, B.; CHAN, F. y LUBCHENCO, J. Response of a rocky intertidal ecosystem engineer and community dominant to climate change. *Ecology Letters*, 2008, vol. 11, nº 2, p. 151-162.

MORENO, C.; SUTHERLAND, J.; JARA, H. F. Man as a Predator in the Intertidal Zone of Southern Chile. *Oikos*, 1984, vol. 42, nº 2, p. 155-160.

NICOTRI, M. Grazing effects of four marine intertidal herbivores on the microflora. *Ecology*, 1977, vol. 58, nº 5, p. 1020-1032.

NOËL, L.; HAWKINS, S.; JENKINS, S. y THOMPSON, R. Grazing dynamics in intertidal rockpools: Connectivity of microhabitats. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2009, vol. 370, p. 9-17.

NORTON, T.; HAWKINS, S.; MANLEY, N.; WILLIAMS, G.; WATSON, D. Scraping a living: a review of littorinid grazing. *Hydrobiologia*, 1990, vol.193, nº 1, p.117-138.

O'CONNOR, N. Do mussel patches provide a refuge for algae from grazing gastropods? *Journal of Molluscan Studies*, 2008, vol. 74, nº 1, p. 75-78.

O'CONNOR, N. Impacts of sewage outfalls on rocky shores: Incorporating scale, biotic assemblage structure and variability into monitoring tools. *Ecological Indicators*, 2013, vol. 29, p. 501-509.

PAINE, R. Intertidal community structure. Experimental Studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia*, 1974, vol. 15, nº 2, p. 93-120.

PAREDES, C. El modelo de zonación en la orilla rocosa del departamento de Lima. *Revista Peruana de Biología*, 1974, vol. 1, nº 2, p. 168-191.

PAREDES, C. y TARAZONA, J. Las comunidades de mitílidos del mediolitoral rocoso del departamento de Lima. *Revista Peruana de Biología*, 1980, vol. 2, nº 1, p. 59-71.

PAREDES, C.; CARDOSO, F. y TARAZONA, J. Invertebrados del intermareal rocoso del departamento de Lima, Perú: una lista comentada de especies. *Revista Peruana de Biología*, 1999, vol. 6, nº 1, p. 143-151.

RANGE, P.; CHAPMAN, M.; UNDERWOOD, A. Field experiments with "cageless" methods to manipulate grazing gastropods on intertidal rocky shores. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2008, vol. 365, p. 23-30.

REYES, Y; CÓRDOVA, C.; ROMERO, L.; PAREDES, C. Marcas radulares producidas por gasterópodos pastoreadores del intermareal rocoso. *Revista Peruana de Biología*, 2001, vol. 8, nº 1, p. 38-44.

SANTELICES, B. Patterns of reproduction dispersal and recruitment in seaweeds. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 1990, vol. 28, p. 177-276.

SANTELICES, B. y GRIFFITHS, C. Seaweeds as resources. En: SIEGFRIED, W. (edit.): *Rocky Shores: Exploitation in Chile and South Africa. Ecological Studies*. Berlín: Springer-Verlag, 1994, vol. 103, p. 33-55.

STENECK, R. y WATLING, L. Feeding capabilities and limitation of herbivorous molluscs: A functional group approach. *Marine Biology*, 1982, vol. 68, nº 3, p. 299-319.

STENECK, R. y CARLTON, J. Human alterations of marine communities: Students Beware! En: BERTNESS, M.; GAINES, S. y HAY, M. (edit.): *Marine community ecology*. Sunderland Massachusetts: Sinauer Associates, 2000, p. 445-468.

TARAZONA, J.; PAREDES, C.; ROMERO, L.; BLASKOVICH, V.; GUZMÁN, S.; SÁNCHEZ, S. Características de la vida planctónica y colonización de los organismos bentónicos epilíticos durante el Fenómeno "El Niño". En: ARNTZ, W.; LANDA, A. y TARAZONA, J. (edit.): *"El Niño": su impacto en la fauna marina*. Lima: Boletín del Instituto del Mar del Perú, 1985, vol. Extraordinario, p. 41-49.

TARAZONA, J.; PAREDES, C.; ROMERO, L.; GUZMÁN, S. La recolonización de las comunidades de mitílidos en la costa central del Perú después de El Niño 1982-83. En: SALSWEDDEL, H. y LANDA, A. (edit.): *Recursos y diversidad del ecosistema de afloramiento peruano. El Bentos*. Lima: Boletín del Instituto del Mar del Perú, 1988, vol. Extraordinario, p. 115-120.

THOMPSON, R.; JOHNSON, L.; HAWKINS, S. A method for spatial and temporal assessment of gastropod grazing intensity in the field: the use of radula scrapes on wax surfaces. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1997, vol. 218, p. 63-76.

THOMPSON, R.; CROWE, T.; HAWKINS, S. Rocky intertidal communities: past environmental changes, present status and predictions for the next 25 years. *Environmental Conservation*. 2002, vol. 29, nº 2, p. 168-191.

TOKESHI, M.; ESTRELLA, C.; PAREDES, C. Feeding ecology of a size-structure predator population, the South American sun-star *Heliaster helianthus*. *Marine Biology*, 1989, vol. 100, p. 495-505.

TOKESHI, M. y ROMERO, L. Filling a gap: dynamics of space occupancy on a mussel-dominated subtropical rocky shore. *Marine Ecology Progress Series*, 1995, vol. 119, p. 167-176

UNDERWOOD, A. y CHAPMAN, M. Spatial analyses of intertidal assemblages on sheltered rocky shores. *Australian Journal of Ecology*, 1998, vol. 23, p. 138-157.

UNDERWOOD, A. y CHAPMAN, M. Variation in abundances of intertidal populations: consequences of extremities of environment. *Hydrobiologia*, 2000, vol. 426, p. 25-36.

WADKE, P.; BURROWS, M.; MELDRUM, D.; DAVIES, A. Using magneto-resistive sensors to monitor animal behaviour: a case study using limpets. En: MTS/IEEE Oceans 2007, Vancouver, Canada, 1-6, Sept. 29-Oct. 4 2007.

WAHL, M. Marine epibiosis. I. Fouling and antifouling: some basic aspects. *Marine Ecology Progress Series*, 1989, vol. 58, p.175-189.

WILLIAMS, G. Seasonal variation in algal species richness and abundance in the presence of molluscan herbivores on a tropical rocky shore. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1993, vol. 167, p. 261-275.

WILLIAMS, G. y LITTLE, C. Foraging behavior. En: GAINES S. y DENNY M. (edit.): *Encyclopedia of tide pools and rocky shores*. Berkeley: University of California Press, 2007, p. 239-242.